

# 混数性オオムギの特性とその遺伝

高橋 隆平・望月 明\*・林 二郎\*\*

## I. 緒

## 言

一植物体において正常の二倍性細胞のほかに倍数の染色体を持つ細胞が混在するとき、この現象は混数性 *mixoploidy* とよばれる。混数性は自然状態においても起るが、高温や化学薬品による処理、あるいは病虫の寄生などにより、ことに頻繁に現われることは数多く知られている。しかし、混数体が遺伝子の支配を受けてつねに一定の割合で生ずることは、Smith (1942) のオオムギの PMC に関するものおよび Gloor と Staiger (1954) の *Drosophila hydei* の場合のほか、その例を見ない。

著者の一人はオオムギの遺伝研究の際、たまたま成植物で大きさが僅か 5 cm 位というごく矮小な個体が生じているのを見出し、これを *Minute* と名づけた。この *Minute* 個体では体細胞分裂の際に細胞膜形成が不完全で、しばしば倍数性細胞が形成され、高度の混数性組織ができ、そのため著しく矮小となることがわかった。この植物自体は子孫を残さないが、この形質は明らかに単劣性遺伝子の支配を受け、ヘテロ個体の次代にかならず現われてくるものである。

この突然変異体を発見してからすでにかなりの年月を経たが、詳細な研究は今後にまつべきものが多い。しかし今までに変異体の形態的ならびに細胞学的特性やこの形質の遺伝様式などについて若干の知見を得た。この材料はかなり珍しい遺伝性混数体であつて、確實かつ容易に多くの混数体を得ることができるから、混数性や染色体数の増加機構、あるいは細胞膜形式に関する研究を行なう上に好都合のものと思われるので、ここにとりあえず今までに得た知見の概要を報告する次第である。なお、この研究において遺伝様式や形態的特性の調査は主として高橋と林が、また細胞学的観察は望月が行つたことをここに附記しておく。

## II. *Minute* の 由 来

1947 年春愛媛県の奨励品種の一つである渦性短芒稈麦品種“改良坊主”の 1 個体を母として 2 種の皮麦品種との交雑を行つた。この雑種と両親はその秋に圃場に疎植したが、翌年春、母親の改良坊主の 2 区劃に全体のおよそ 4 分の 1 が一見オオムギとは見えないほど矮小な個体を混じていた。これがここに取扱う混数体 *Minute* である。これらの個体自体は、後述するように、穂をつけなかつた。しかしその他の正常個体のうちからこの形質を支配する遺伝子をヘテロに持つ個体を選び、その後も引続きこのようにして維持してきた。この研究に用いた材料はこれに由来したものである。

\* 兵庫農科大学教授      \*\* 旧姓山本

### III. Minute の 特 性

#### (1) 一 般 形 態

Minute はいろいろの点において正常個体と著しく異っている。概して生育初期にはその差は比較的少ないが、成長が進むに従って顕著になってくる。

Minute となるべき種子は第1図の如く、一般に胚乳の發育が悪く、粒の全面に多くの皺があり、その背面は著しく凹んでいる。外觀は白つぽく、一見したところではアカカビ病に侵された発芽不良の種子に似ている。こうした粒の特徴は雑種におけるよりも改良坊主においてとくに顕著なよ

うであつた。約200粒について、粒重を測つて後、幼苗検定を行つた結果によると、第1表に示す如く、粒重は正常個体を生ずるものよりもMinuteとなる粒の方が平均20%位軽いことがわかつた。

次にMinuteと正常型との間の幼植物における差を明らかにする目的で、ヘテ

第1表 種子の重さおよび幼植物の諸形質について正常個体と Minute の比較

形 質	正 常	Minute
1000 粒 重* gr	25.5± 0.55	21.9± 0.32
初 生 根 長 mm	153.6± 2.02	41.9± 0.83
幼 芽 鞘 長 mm	28.8± 0.27	14.4± 0.29
第 1 葉 長 さ mm	78.4± 0.86	32.3± 0.74
〃 幅 mm	6.7± 0.07	6.4± 0.09
第 2 葉 長 さ mm	120.9± 2.05	37.2± 1.36
〃 幅 mm	4.3± 0.05	4.0± —
草 丈 mm	170.5± 2.26	92.8± 2.81

ロ個体の種子を、20°C 明

\* 正常および Minute となるべき種子についてしらべた。

所で砂床で育てた植物の9日後における幼芽鞘と初生根の長さ、およびその後土床に移植したものの2週間後における第1、第2葉の長さと幅と草丈を調査した。その結果は第1表の如くであつた。

これらの幼植物は比較的光線の弱い所で育てたため、正常型も Minute もともに戸外におけるよりかなり長くなつた。しかし第1表や第2図に明らかな如く、両者の差は初生根の長さにおいていちばん顯著で、Minute は正常型の4分の1位しかない。しかもMinuteの根はどれも正常のものより概して太くて波状を呈しており、根端はC-tumorの如く異常に膨大している。従つて、幼植物時代には根の特徴によつて鑑別するのが最も確實である。幼時の地上部の器官は地下部ほど著しい差を示さないが、それでも幼芽鞘、第1葉および第2葉の長さも全体の草丈も相当短いことが認められる。ただし、葉の幅の差はこの時代にはさほど顯著でない。葉片はMinuteにおいて一層濃緑で、厚さも厚く粗剛な感じがする。

正常植物では苗令が進むに従い、葉片も葉鞘も次第に長くなり、草丈もそれだけ高くなる。これに反し、Minuteの草丈は終始ほとんど変らず、数カ月を経た後でも7cmを越えるようなことはまずない。葉片は、戸外では7~8葉位までは大体4cm程度で、それ以後に現われる葉は次第に短くなり、5~6月頃の上部の葉は長さ1cm、幅2mm位である(第3図)。葉鞘の長さはどれも普通1cmを越えない。老熟した葉片は帯白濃緑色で、葉面の凹凸がはげしく、葉脈の不齊、表皮組織の部分的な異常膨大および破裂が肉眼的にも認められる。

地下部の発育も地上部のそれに似て、正常型より著しく劣る。根の長さははるかに短く、太く彎曲して、先端は大抵 C-tumor の如く肥大している。表面は粗雑である。

以上のように Minute 個体は老熟するほどむしろ矮小化する傾向を示すが、生存力がそれだけ劣るというわけではない。葉の分化速度は幼時においては正常型よりずつと速かである。分けつも旺盛で、各葉腋に次々と生じ、二次分けつも正常型よりはるかに旺盛に生ずる。そしてこのような矮小な分けつが次第に増加するため、5月ごろには個体によつて総分けつ数が 100 本以上に達するものがある。生育は6月ごろまでこのような状態で続き、気温が上昇して正常個体の完熟する少し前に枯死する。ただし、出穂することはほとんどない。今までにただ 1 個体だけが穂をつけるのを見た。これは稈長が約 8 cm で、2 小穂を持つ穂をつけた。穂はただ小さいのみで、形態的に異常はなかつた。もちろん不稔であつた。

## (2) 解剖学的特性

上述の如く Minute は葉片では肥厚、短縮、濃緑化など、また根では短太、彎曲、C-tumor の如き肥大など、地上部、地下部ともにコルキシン処理を行つたものと類似の形態を示すが、その組織もやはり高次倍数性組織と同様の特徴を示す。

第 4～6 図は 16 $\mu$  の厚さの連続切片を作り、Haematoxylin 染色を行つたものについて、正常と Minute の根の比較を行つたものである。これらの図に明らかな如く Minute の根は、中心柱の部分では正常のものと大差ないが、皮層から表皮と外方の組織にゆくほど異常がひどくなる。すなわち、皮層や表皮では細胞の排列が不規則となり、大小さまざまの異常な細胞が混在する。皮層の細胞層の数は正常の根におけるよりも概して少ない。また、先端部の分裂組織の部分より古い組織へゆくほど同様に異常がはげしくなる。

葉の表皮をスンプ法で写してみると、若い葉では細胞の排列は第 7 図に示した正常個体のものと大差ないが、時々柔組織上の細長い細胞膜が途中で切れているのが観察される。老化した葉片では第 8、9 図に示す如く、表皮細胞の排列が頗る不規則となる。各所に細胞膜の中断が見られ、幾つかの細胞の連結された巨大細胞が、歪んだ小形の細胞や気孔の間に散見される。なお、表面の凸凹もはげしい。

## (3) 細胞学的観察

細胞学的観察は Minute の葉片および根端について行つた。染色体数の決定には Feulgen Squash 法による標本で、また細胞膜や組織の状態は連続切片によつて観察した。

根端の分裂組織の部分は正常に較べて短く肥大し、しかもこの部分から彎曲しているものが多い。混数性は根端細胞にも葉片の細胞にも見られ、倍数性細胞の分布は組織の一部に限られることなく組織のどの部分にも高い頻度で観察される。高次の倍数性細胞は当然細胞世代の古い部分に多く、すなわち根の先端から遠く離れるほどより多くの高次の倍数細胞が見られる。また *Spinacia* で Lorz (1937) が報告したような、混数性が原初皮層 Periblem の部分のみに限られるというようなことはなく、むしろ表皮の方に高次倍数性細胞がみられる。そのため根端の表皮細胞は異常に大形で細胞膜の一部を欠くものも多く外観は粗雑で汚白色を呈する (第 4～6 図)。

倍数性細胞の現われる時期はかなり早い。発根後間もない 3～10mm の幼根 (幼芽にも) においてすでに 4x、まれに 8x 細胞が観察される。すなわち、形態的に Minute と

思われる種子 10 粒をシャーレ中の湿した濾紙上に播き（室温 30°C 前後）、48 時間および 120 時間後に根端を固定して観察した。その結果によると、第 2 表の如く、48 時間後の幼根にすでに 4x、まれに 8x 細胞を認めた。120 時間後の観察では 8x 以上の染色体をもつ細胞も多数に認めた。

第 2 表 Minute の幼根に現われる混数性

個体番号	置 床 後		個体番号	置 床 後	
	48 時間	120 時間		48 時間	120 時間
1	2x	4x, 8x, それ以上	6	2x, 4x	2x, 4x, 8x
2	2x, 4x	2x, 4x, 8x	7	—	2x, 4x, 8x, それ以上
3	2x, 4x	2x, 4x, 8x	8	—	2x, 4x
4	2x, 4x, 8x	—*	9	—	2x**
5	2x	2x, 4x, 8x (5x, 9x?)	10	—	2x

\* 不明

\*\* 個体 9, 10 は Minute ではなかったようである。

この観察はすべて Squash method による標本によつたため倍数性細胞の頻度や位置について正確な調査はできなかつたが、染色体の倍加現象はよほど早くから起ることが確かめられた。このことはしばしば種々の植物において報告されている混数性が相当細胞世代を経た組織に発見されたのと異なる現象であろう。しかしこの点は Minute の胚形成にまで遡つて観察しなければ確かなことはいえない。

倍数性の程度は 4x から 30x 以上まで、さまざまである。倍数性細胞はどれも大形であるが、大形の単一核をもつものや大小さまざまな多数の核をもつものなどあり、また細胞の形も一様ではない。核に含まれる仁の数も核と同様に形態、数などが一様でない（第 5 および第 10 図）。

倍数性核の分裂の状態については後に詳報する予定で略すが、400 以上もの染色体をもつ後期の核板（第 10 図）のあることから考えると、相当高次の倍数性核においても染色体の分離は完全に行われるようである。

前期の細胞核の観察は充分ではないが、Lorz (1937), Gentcheff & Gustafsson (1939) および Levan (1939) などの観察した inter-reproduction による diplochromosome はまだ Minute には見出されない。

細胞膜は前述したように不完全なものが多く、表皮に近い細胞ほどその度が著しい。突起状に出た膜の一部が細胞を部分的に区切つたり不斉形の細胞を形成したりする。核もこの突起によつてくびれを作つたり彎曲したものがある。また突起の両側にそれぞれ核をもつ多核の細胞もしばしば観察される。

以上の細胞学的観察から混数性の原因を推論すると、核分裂に続いて起るべき細胞膜の形成が完全に行われず多核の細胞ができ、核の融合によつて倍数核が形成されるものと思われる。なお Minute の細胞学的研究については別に詳報を行いたい。

#### IV. Minute 形質の遺伝

1948 年秋、Minute を析出した母親の改良坊主 8 個体を別々にとつて播種した。その結

果,第6表にも示されている如く,2系統は正常型に固定し,他の6系統はすべて Minute を析出した。後者のうち系統 I とⅣにおける正常と Minute 個体の分離の状況を第3表に示す。この結果は Minute が単劣性として遺伝されることを明示している。その翌年追試のためさらに多数の系統について同様な試験を行つた。その結果の一部を第4表に示す。第4表によると,比較的少数の粒を供試した系統では Minute の数が 3:1 の分離として期待されるところより著しく少ないことが認められた。しかしさらに多数の種子を用いて再度調査した場合(表

第4表 改良坊主の2系統の次代における正常と Minute の分離(説明本文)

個体番号	I		Ⅳ	
	正 常	Minute	正 常	Minute
1.	49	4	41	7
2.	42	2	31	14
3.	41	3	31	12
4.	55	6	43	6
5a*	41	3	42	8
5b*	112	39	108	19
6a	38	3	82	4
6b	307	103	168	51
Total	678	163	546	121

\* a は少数の粒を, b は多数の粒を供試した場合。

第5表 Minute ヘテロ個体に着生した正常粒と異常粒から生ずる正常個体と異常個体の数

粒の外観		正 常	Minute	計	$\chi^2$	P
正	常	105	9	114	17.79	<0.05
異	常	4	31	35	75.44	<0.05
合	計	109	40	149	0.27	>0.5

が,また異常粒からは正常個体がごく僅しか現われないことを示しており,しかも系統全体として明かに正常と Minute が 3:1 の分離を示している。なお試みに粒の肉眼鑑定によつて,その系統が Minute についてヘテロであるかどうかを若干調べてみた。その結果によると,105 系統の中から,Minute ヘテロ系統を肉眼的に選び得た確からしさは 0.87 であり,一方正常ホモ系統の夫れは 0.57 であつた。後者の確率の低い

第3表 改良坊主の Minute ヘテロ系統の次代における正常と Minute の分離(1948~49)。

系統	正 常	Minute	計
I	278	87	365
Ⅳ	113	39	152
計	391	126	517

$$\chi^2 = 0.0512 \quad P = 0.95 \sim 0.50$$

中 b) ではほぼ期待通り単遺伝子分離をすることが知られた。

この理由は当時不明であつたが,その後の調査により,播種に当つて無意識に Minute 個体の淘汰を行つていたことが判つた。それはさきに述べたように Minute を生ずべき粒の外観が一見発芽不能の“不良”種子に似ているためである。第5表には改良坊主の Minute ヘテロ系統を用いて粒の外観によつて予め2分した試料を播種して幼植物検定した結果を示した。この結果は,正常粒からは Minute



は Minute を生ずる“異常”粒と発育の悪い正常粒との区別が困難なため、異常粒の比較的小さい系統はすべて正常ホモ型の方へ入れたためである。

次に 1948 年から 1954 年に至る間、ほとんど毎年改良坊主について正常型ホモと Minute

ヘテロの個体数を調査したので、それらの結果をとりまとめて第 6 表に示した。第 6 表によれば、どの年においても、また全部を合計したものについても、正常ホモ型とヘテロ型の比が 1:2 の期待比によく合致していることが明らかである。これは Minute 形質が単劣性として遺伝されることを確認するものである。したがって、これを支配する遺伝子を仮に *min* と名づける。

最後に渦性稈麦の農林裸 3 号と Minute 形質についてヘテロの改良

第 6 表 改良坊主ヘテロ系統の次代検定による正常ホモ個体とヘテロ個体の数 (1948~54)

年 次	ホモ個体	ヘテロ個体	計
48	2	6	8
49	14	27	41
50	8	21	29
51	29	66	95
52	65	104	167
54	71	142	213
計	189	366	555

1:2 として  $\chi^2 = 0.1311$ ,  $P = 0.95 \sim 0.50$

坊主個体との交雑を行い、まずそれらの  $F_1$  個体の遺伝子型を調べたところ、正常ホモとヘテロ型個体とが、ほぼ同数 (19:18) あることが認められた。またそれらの中、ヘテロ個体の次代における正常と Minute との分離比はやはり 3:1 であることを確かめた (第 7 表)。なお、この一個体について、粒の外観による個体鑑別を行つたところ、第 7 表中に示したように、改良坊主のヘテロ系統における場合よりも適中率はやや低いように思われた。これは雑種々子中に発育不良のものが多かったためかも知れない。それにしても外観異常の種子は Minute を生ずる傾向があることは明らかに認められる。

第 7 表 農林裸 3 号×改良坊主ヘテロ個体の  $F_2$  における正常と Minute の分離

系 統	正 常	Minute	計	$\chi^2$	P
1 { 正 常 粒	479	94	573	22.58	<0.05
1 { 異 常 粒	50	57	107	45.61	<0.05
1 { 小 計	529	151	680	2.83	>0.05
2	330	112	442		
総 計	859	262	1122	1.43	0.5~0.2

以上の結果によると、これらの材料に関する限り、Minute は正常に対して明らかに単劣性の主遺伝子に支配されることが認められる。しかし、ここに注目すべきことは交雑の一方の親が異なるとこれとは可なり違つた、複雑な分離を示し、少数の Minute の外に正常型との中間の形態を示す Semi-minute とも称すべきものがかなり多く現われることである。この現象についてはまだはつきりした説明を行い得るほどの資料を得ていないので、研究の上で改めて報告したいと思う。

渦性短芒の裸麦品種 改良坊主 からごく矮性の自然突然変異体 Minute を見出し、その形態的ならびに細胞学的観察を行い、かつ、その遺伝様式を調べて次の結果を得た。

1. Minute は遺伝性で、正常に対して単劣性の遺伝子 *min* の支配をうける。したがって、ヘテロ系統によつてこの遺伝子を維持することができる。
2. Minute となるべき種子は充実が不十分で、外観により正常個体となるべき種子と大体区別される。
3. Minute は地上部、地下部とも伸長が著しく悪く、概してコルキシンの強い影響を受けたものの如き外観を呈する。ごく矮小で、成植物でも 5 cm 内外であり、一般に穂をつけない。生存力は大體普通である。
4. Minute の根および葉の組織では大小さまざまな細胞が不規則に排列する。表皮ほどその度が著しい。
5. 顕著な混数性が葉および根の組織全般に認められ、古い組織ほど高次の倍数性細胞が多く認められる。しかし、混数性は播種後 48 時間の根においてすでに観察することができた。
6. 倍数性の程度は  $4x$  から  $30x$  以上にまで及ぶ。巨大な 1 個の核をもつ細胞や大小多数の核を持つ細胞が見られる。
7. 前、中期の核に diplo-chromosome を認めない。極めて高次の倍数性核でも縦裂した染色体の分離は正常に行われるようである。
8. この混数性は細胞分裂に続く細胞隔膜の形成不完全によるものの如くである。

#### 参 考 文 献

- Bradley, M. V., 1954, Cell and nuclear size in relation to polysomaty and the nuclear cycle. Amer. Jour. Bot. 41 (5) 398—402      Gentscheff, G. and Gustafsson, Å., 1939, The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. Hereditas 25: 349—358  
 Gloor, H. G. and Staiger, H., 1954, Lethal-polyploid - A polyploid gene in *Drosophila hydei*. Jour. Hered. 45 (6) 289—293      早瀬広司, 1951, 植物における混数性, 染色体 8: 324—335      Levan, A., 1939, Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. Hereditas 25: 87—96      Lorz, A. L., 1937, Cytological investigations on five Chaenopodiaceous genera with special emphasis on chromosome morphology and somatic doubling in *Spinacia*. Cytologia 8: 241—276      Smith, L., 1942, Cytogenetics of a factor for multiploid sporocytes in barley. Amer. J. Bot. 29: 451—456



第1図 粒 の 比 較  
上. 正常個体となる粒, 下. Minuteの粒

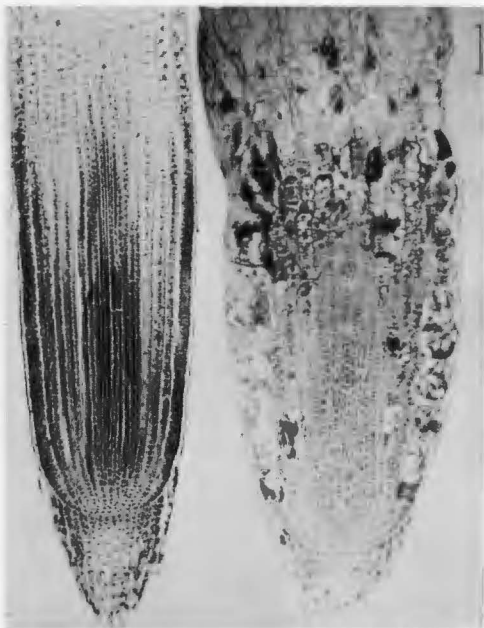


第2図 幼苗 の 比 較  
左. 正常, 右. Minute

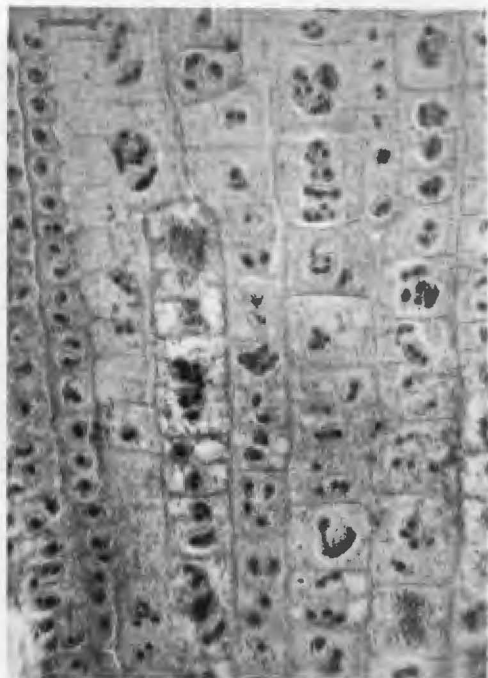


第3図 成植物の比較 A. 正常, B. Minute

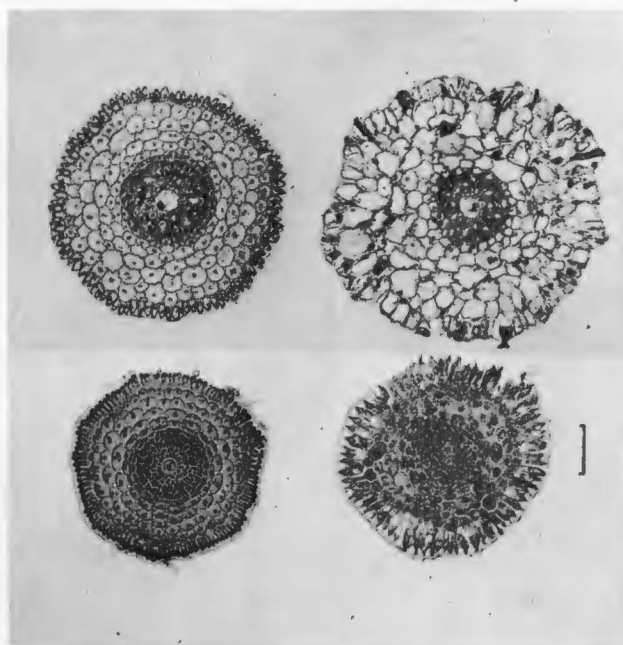




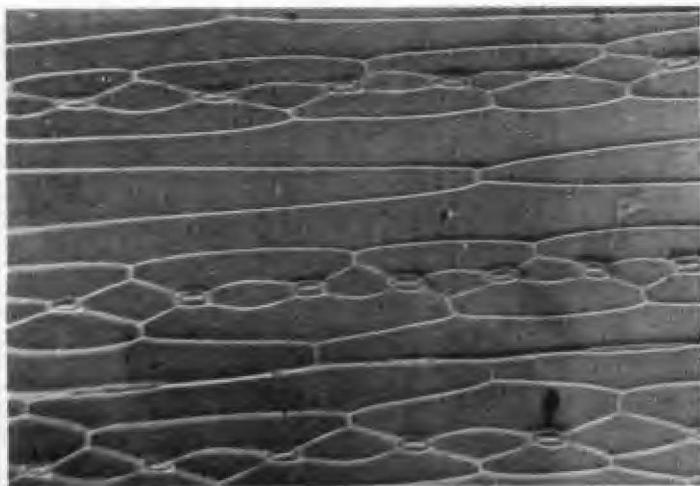
第4図 根の縦断面 ( $\text{Ca} \times 72$ )  
左. 正常, 右. Minute



第5図 Minuteの根の縦断面 ( $\text{Ca} \times 400$ )



第6図 根端の横断面. ( $\text{Ca} \times 72$ ) 左は正常, 右は Minute で,  
下の2つは先端に近い部分, 上はそこから  $230\mu$  上の部分



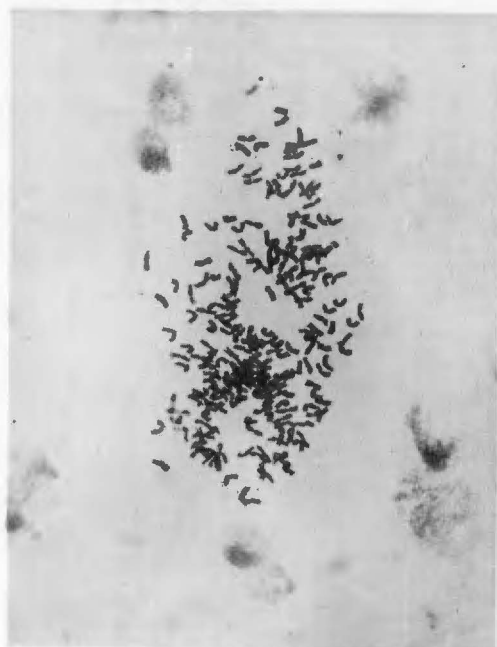
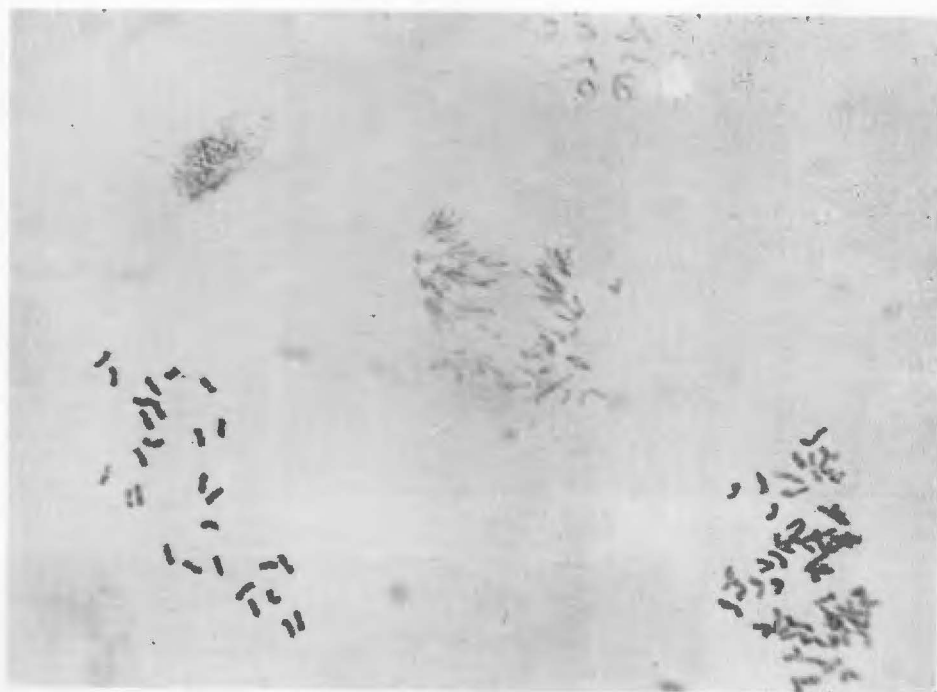
第 7 図  
正常個体の葉の表皮  
(Ca × 200)



第 8 図  
Minute 個体の老化した  
葉の表皮 (Ca × 200)



第 9 図  
Minute 個体の老化した  
葉の表皮 (Ca × 180)



第 10 図 Minute の根端における倍数性核板

上. 同一視野にみられる種々の倍数性核板. 図中 左4x ( $2n=28$ ),  
右8x ( $2n=56$ ), 中4x ( $2n=28$ )?, 上2x ( $2n=14$ )

左下.  $2n=\text{Ca}240$  右下. 後期の核板, 約420個の娘染色体を示す.